*ПАРАЗИТОЛОГИЯ, VIII, 6, 1974*

*УДК 576.895.421*

# ЗАВИСИМОСТЬ ПОВЕДЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК И НИМФ КЛЕЩА HAEMAPHYSALIS LONGICORNIS NEUMANN ОТ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

**В. Н. Белозеров и В. В. Лузев**

Лаборатория энтомологии Биологического научно-исследовательского
института Ленинградского университета

Проведено экспериментальное исследование реакций на длину дня у голодных и сытых личинок и нимф клеща *Haemaphysalis* (*Kaiseriana*) *longicornis* (партеногенетическая раса из Южного Приморья). Агрессивность обеих фаз регулируется на основе длиннодневной реакции (у личинок при 18°, у нимф при 18 и 25°). Длиннодневная активация личинок при 18° происходит через 5—10 дней. Фотопериодические условия содержания голодных личинок при 25° сказываются на сроках их метаморфоза. Личинки из короткого дня превращаются в нимф быстрее (на 2—3 дня), чем из длинного дня. Состояние, адекватное новому режиму, достигается у личинок после их переноса из короткого дня в длинный через 5 дней, а после переноса из длинного дня в короткий — через 20 дней. Сытые личинки на изменения фотопериода не реагируют. Продолжительность метаморфоза нимф от длины дня не зависит.

Интересным представителем иксодофауны Дальнего Востока нашей страны является клещ *Haemaphysalis* (*Kaiseriana*) *longicornis* Neumann, фигурировавший ранее в литературе под названиями *H. bispinosa* Neum. и *H. neumanni* Dönitz. Точный видовой статус этого своеобразного клеща, распространенного на востоке Азии (Южное Приморье в СССР, Корея, Китай и Япония) и интродуцированного отсюда в Южное полушарие (Австралия, Новая Зеландия и некоторые острова Тихого океана), был установлен совсем недавно (Hoogstraal et al., 1968). В восточной Азии этот вид существует в виде двух биологических рас — партеногенетической, отличающейся триплоидностью, и обоеполой, диплоидной; к югу же от экватора встречается одна лишь партеногенетическая раса (Oliver, 1971). Несомненно, что акклиматизации этого вида в Южном полушарии способствовали присущие ему биологические особенности, в частности партеногенетический способ размножения, полиплоидность и экологическая пластичность. Специальный интерес в связи с этим представляет изучение сезонно-циклических и фотопериодических адаптаций партеногенетической расы этого клеща, позволивших ей приспособиться к новому ритму климата.

В Южном полушарии — Австралии (Sutherst a. Moorhouse, 1972) и Новой Зеландии (Myers, 1923, 1924) — *H. longicornis* имеет 1-годичный цикл развития с последовательной сменой фаз и зимовкой на стадии голодных нимф. Сезонное развитие этого клеща в Северном полушарии не столь однотипно. В Китае и Японии, например, он также развивается в течение 1 года с четкой сменой фаз, но зимуют тут не только нимфы, но и голодные самки (Teng, 1955; Saito, 1962). В Советском Союзе (Южное Приморье), т. е. у северных границ своего ареала, развитие *H. longicornis* более растянуто и длится 2—3 года с зимовкой голодных личинок, нимф и самок, о чем свидетельствует одновременность активности и паразитирования всех фаз клеща на протяжении весенне-летнего периода (Семенова, 1966; Беликова, 1969). Следует подчеркнуть, что личинки и нимфы у *H. longicornis* из Южного Приморья, так же как и у других дальневосточных представителей этого рода (*H. concinna* Koch и *H. japonica douglasi* Nutt.), обнаруживают сезонные изменения агрессивности, но в отличие от них не имеют сезонных задержек развития типа диапаузы (Беликова, 1969). Как показано недавно, у *H. longicornis* от фотопериодических условий зависит продолжительность метаморфоза личинок (Лузев, 1973) и ритм откладки яиц самками (Fujisaki, Kitaoka a. Morii, 1973).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами было исследовано влияние фотопериодических и температурных условий на поведение и развитие личинок и нимф *H. longicornis* из Южного Приморья. В опытах использовано потомство ($F_1$ и $F_2$) от самок партеногенетической расы, собранных с благородных оленей в оленесовхозе «Сидими» Хасанского района. Голодных личинок и нимф содержали при 18 и 25° в контролируемых фотопериодических условиях. Кормили их на белых мышах при 18° и круглосуточном освещении (оценивая агрессивность клещей по количеству присосавшихся особей), а после насыщения снова помещали в контролируемые условия (регистрируя сроки их метаморфоза). Для общей характеристики фотопериодической реакции (ФПР) использована гамма фотопериодов — 0, 6, 12, 14, 16, 18, 20 и 24 часа света в сутки, однако основные исследования выполнены с двумя альтернативными световыми режимами — длиннодневным (20 час. света) и короткодневным (12 час. света). Все опыты проведены в 2—3 повторностях (при изучении агрессивности использовали по 100—150 личинок и 50 нимф, а при изучении сроков развития — по 40—80 личинок и 10—20 нимф в каждой повторности). Всего в опытах было использовано более 16 000 личинок и 3000 нимф.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Влияние фотопериода и температуры на поведение голодных личинок и нимф *Haemaphysalis longicornis*. Результаты исследования показали, что поведение голодных личинок и нимф *H. longicornis* зависит как от температурных, так и от фотопериодических условий. Активность (агрессивность) голодных личинок, содержавшихся при 18°, четко определяется в соответствии с нормами длиннодневной реакции (рис. 1). Личинки из короткого дня (6—12 час. света) и полной темноты отказывались нападать на хозяина и присасываться к нему. Личинкам же из длинного дня (14—24 час. света) была свойственна положительная реакция на хозяина. Наибольшей активностью обладали личинки из 16-часового фотопериода (к мышам присасывалось более 70% особей). Как видно из рис. 2, в условиях типичного короткого дня (12 час. света) личинки сохраняли пассивность и в период послеличиночного доразвития (первые 2 недели после вылупления), и на протяжении

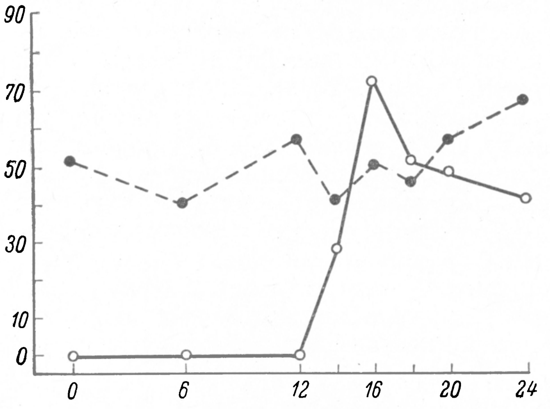

Рис. 1. Влияние фотопериодических условий при 18° (*сплошная линия*) и 25° (*прерывистая линия*) на агрессивность личинок *H. longicornis*. *По оси абсцисс* — длина дня (в час. света), *по оси ординат* — процент присосавшихся клещей.

последующих 4 с лишним месяцев, тогда как в условиях длинного дня (20 час. света) уже через 3 недели после вылупления личинки становились высоко активными. Уровень активности, достигнутый к этому времени (к мышам присасывалось 50% личинок), сохранялся затем у длиннодневных личинок вплоть до 5-месячного возраста.

Перенос голодных личинок в альтернативный световой режим (рис. 2, *Б*) вызвал быстрое (через 5—10 дней) и адекватное изменение их агрессивности. Так, через 5 дней после переноса из короткого дня в длинный активизировалось 20%, а через 10 дней — 59% личинок. Результаты опытов со сменой фотопериодов подтвердили длиннодневный тип ФПР голодных личинок и продемонстрировали, кроме того, обратимость их ответа на длину дня.

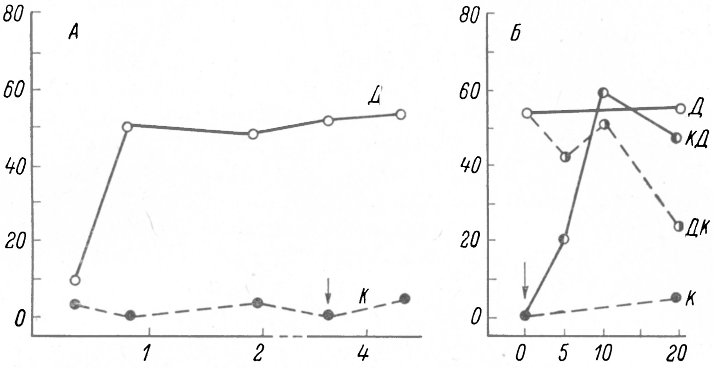

Рис. 2. Агрессивность личинок *H. longicornis* при 18° в стабильных фотопериодических условиях (*А*) и после смены фотопериодического режима (*Б*). Начало опыта со сменами фотопериодов указано стрелкой. Голодные личинки содержались в условиях длинного, 20 час. дня (*Д*) и короткого, 12—час. дня (*К*), а также в условиях смены короткого дня на длинный (*КД*) или длинного дня на короткий (*ДК*). *По оси абсцисс* — возраст личинок в месяцах (*А*) и дни после смены режима (*Б*), *по оси ординат* — процент присосавшихся клещей.

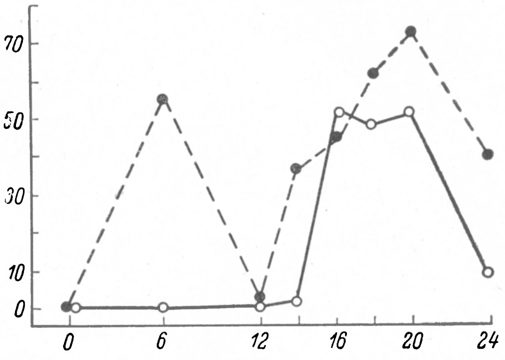

Рис. 3. Влияние фотопериодических условий на агрессивность нимф *H. longicornis*. Обозначения те же, что и на рис. 1.

При более высокой температуре (25°) активизация личинок происходила быстрее, за 1—2 недели, а уровень их агрессивности в среднем был выше, чем при 18°, но он не обнаруживал зависимости от длины дня (рис. 1). Это связано, по-видимому, с тем, что температурный оптимум ФПР, которая управляет агрессивностью личинок, довольно узок, а температура 25° лежит вне его пределов.

Исследование нимф *H. longicornis* показало, что их агрессивность также определяется в соответствии с нормами длиннодневной реакции. При 18° в условиях короткого дня (12 час. света) нимфы обнаруживали пассивность, сохранявшуюся у них вплоть до 7-месячного возраста. К мышам присасывалось не более 3% короткодневных нимф. В отличие от этого нимфы из длинного дня (20 час. света) были активны и охотно нападали на хозяина. Число активных особей, присасывавшихся к мышам, у длиннодневных нимф (в возрасте 2—7 месяцев) составляло 40—60%.

Более подробно реакция на длину дня была исследована у нимф в возрасте 2.5—3 месяцев (рис. 3). При 18° нимфы обнаружили типичную длиннодневную реакцию с порогом в области 15 час. света. При длинах дня короче порога (0, 6, 12 и 14 час. света) все нимфы сохраняли пассивность, тогда как при более длинном дне (16, 18 и 20 час. света) было активно около 50% особей. При 25° пассивность сохранялась лишь у нимф из темноты и 12-часового фотопериода, а во всех остальных режимах происходила частичная активизация (от 20 до 75% нимф). Повышение температуры от 18 до 25° вызвало таким образом снижение порога реакции в длиннодневной части фотопериодической шкалы (с 15 до 14 час. света), а также появление дополнительного пика активности в короткодневной ее части (при 6 час. света).

2. Влияние фотопериода и температуры на развитие сытых личинок и нимф *Haemaphysalis longicornis*. У ряда видов иксодовых клещей известны фотопериодически регулируемые сезонные задержки метаморфоза предимагинальных стадий, относящиеся к категории морфогенетической диапаузы (Белозеров, 1968). Проведенное нами исследование подтвердило известный из литературы (Беликова, 1969) факт отсутствия сезонных адапатаций такого типа у *H. longicornis*. Наши опыты с личинками и нимфами этого клеща показали, что независимо от их возраста и сезона кормления метаморфоз осуществляется дружно и быстро, а продолжительность его обнаруживает обычную зависимость от температуры. Так, для превращения сытых личинок в нимф при 25° требовалось в среднем 8—11 (от 7 до 13) дней, при 18°—16—19 (от 14 до 23) дней, а при 12.5° — около 29—30 (от 24 до 35) дней. Превращение сытых нимф в самок при 18° занимало 25—26 (от 20 до 30) дней. Ни у личинок, ни у нимф продолжительность развития не зависела от фотопериодических условий их содержания после насыщения. Во всех фотопериодах развитие проходило дружно и без задержек, а разница в появлении первых и последних перелинявших особей как у личинок, так и у нимф обычно не превышала 3—5 дней.

Вместе с тем у личинок *H. longicornis* обнаружена зависимость сроков развития сытых особей от фотопериодических условий их содержания до кормления. Краткое предварительное сообщение об этом было опубликовано ранее (Лузев, 1973).

Сравнение сроков метаморфоза личинок, накормленных в возрасте 1.5 месяцев и содержавшихся до этого в двух альтернативных световых режимах (12 и 20 час. света) при 25°, показало, что личинки из короткого дня развиваются заметно быстрее, чем личинки из длинного дня, а после насыщения личинки на фотопериод не реагируют. При 25° линька на нимф у короткодневных личинок происходила через 8.5 дней, а у длиннодневных — на 2.5 дня позднее. При 18° разница была еще заметнее (3.5 дня), а сроки линьки для 50% личинок из короткого и длинного дня составляли 16.0 и 19.5 дней соответственно. Продолжительность метаморфоза при 18° у личинок из длинного дня была на 22 (18—27)% больше, чем у личинок из короткого дня.

Дальнейшие опыты показали, что обнаруженная закономерность характерна для личинок из 25°, накормленных в возрасте от 2 недель до 5.5 месяцев (рис. 4). Продолжительность метаморфоза у длиннодневных личинок была всегда больше (на 9—27%), чем у личинок из короткого дня, а амплитуда различий между ними по этому показателю была довольно постоянна. Зависимость развития личинок от фотопериодических условий содержания до кормления оставалась таким образом неизменной как в качественном, так и в количественном отношениях. Несомненно, что сроки личиночно-нимфального метаморфоза у *H. longicornis* определяются особенностями физиологического состояния голодных личинок, которое складывается у них в соответствии с нормами короткодневной ФПР и устойчиво сохраняется в стабильных фотопериодических условиях.

Перенос голодных личинок в альтернативные световые условия вызывал адекватные изменения их физиологического состояния, в результате чего сроки их развития после насыщения соответственно увеличивались (при смене короткого дня на длинный) или сокращались (при смене длинного дня на короткий). Следует подчеркнуть, что на длинный день личинки реагировали быстрее, чем на короткий (рис. 4). В первом случае ответ проявлялся через 5 дней, а во втором — только через 20 дней после смены фотопериода.

Статистическая обработка результатов этих опытов показала, что кривые распределения сроков развития у личинок (независимо от того, содержались они до кормления в стабильных условиях или подвергались воздействию смены фотопериода) имеют нормальный характер (рис. 5). Это говорит о том, что в равнозначных условиях личинки представляют физиологически однородные группы. Это же в свою очередь позволило для оценки расхождения результатов наблюдений использовать показатель *t* (критерий Стьюдента). Проведенное сравнение (табл. 1) показало высокую достоверность различий между личинками из короткого и длинного дня как в начале опыта ($К_0$ и $Д_0$), так и в конце его, через 20 дней ($К_{20}$ и $Д_{20}$). Достоверные изменения у личинок в ответ на перенос их из короткого дня в длинный возникали через 5 дней ($КД_5$), а при переносе из длинного дня в короткий — через 20 дней ($ДК_{20}$). Подопытные личинки

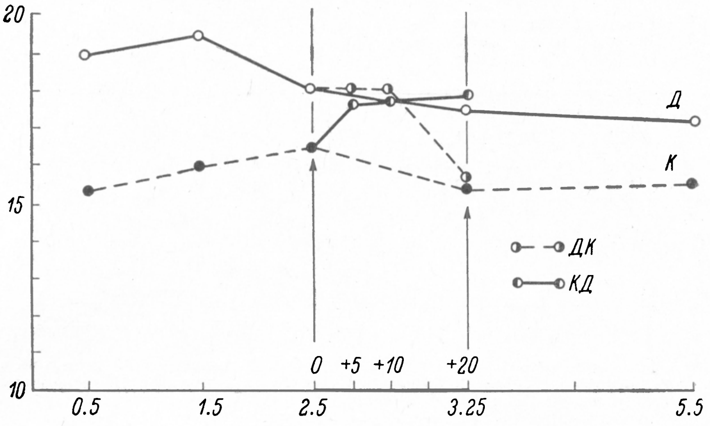

Рис. 4. Продолжительность метаморфоза личинок *H. longicornis* (при 18°) в зависимости от их возраста и фотопериодических условий содержания до кормления. Голодные личинки содержались при 25. Обозначения те же, что и на рис. 2. *По оси абсцисс* — возраст личинок в месяцах и продолжительность экспозиции (+5, +10 и +20 дней) в опыте со сменами фотопериодов; *по оси ординат* — продолжительность периода с момента отпадения сытых личинок до их линьки на нимф.

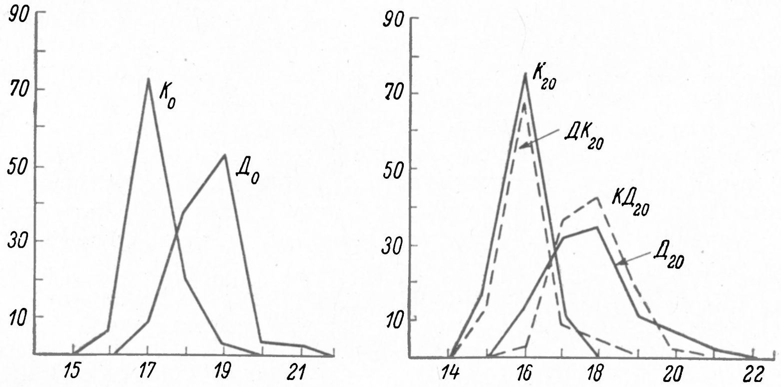

Рис. 5. Кривые распределения сроков метаморфоза (при 18°) у личинок из стабильных и сменных фотопериодов. Обозначения те же, что и в табл. 1. *По оси абсцисс* — продолжительность метаморфоза (в днях), *по оси ординат* — процент личинок.

Таблица 1

**Влияние смены фотопериодического режима содержания голодных личинок *H. longicornis* на продолжительность их метаморфоза (при 18°) после насыщения**

| Режим | Продолжительность метаморфоза ($x \pm S$) | Режим | Продолжительность метаморфоза ($x \pm S$) | Критерий достоверности ($t_d$) |
|---|---|---|---|---|
| $К_0$ | $17.2 \pm 0.6$ | $Д_0$ | $18.6 \pm 0.8$ | 13.8 |
| $ДК_5$ | $18.3 \pm 0.8$ | $КД_5$ | $18.2 \pm 0.6$ | 0.8 |
| $ДК_{10}$ | $18.4 \pm 0.5$ | $КД_{10}$ | $18.4 \pm 0.5$ | 0.1 |
| $ДК_{20}$ | $15.9 \pm 0.5$ | $КД_{20}$ | $17.7 \pm 0.9$ | 18.4 |
| $К_{20}$ | $15.9 \pm 0.5$ | $Д_{20}$ | $17.3 \pm 1.1$ | 8.8 |

Для $Д_{20}$ и $ДК_{20}$ $t_d = 8.8$ Для $Д_{20}$ и $КД_{20}$ $t_d = 2.5$
Для $К_{20}$ и $КД_{20}$ $t_d = 18.3$ Для $К_{20}$ и $ДК_{20}$ $t_d = 0.1$

Примечание. Здесь и в табл. 2 личинки до кормления находились в условиях короткого (К) и длинного дня (Д). Подопытные личинки в возрасте 2.5 мес. были на 5, 10 и 20 дней перенесены в альтернативные режимы — из короткого дня в длинный (КД) или из длинного дня в короткий (ДК) и после этого накормлены. Цифровые индексы у обозначений вариантов означают число дней от начала опыта. Во всех вариантах $n > 60$. Оценка различий средних проведена построчно (дополнительные сопоставления приведены в нижней части таблицы). При $t_d > 2.7$ уровень достоверности различий равен 99% (при меньших значениях $t_d$ разница не достоверна).

из обоих сменных режимов сначала обнаруживали поэтому сходство с контрольными длиннодневными личинками, но на 20-й день их состояние в обоих случаях становилось адекватным новому световому режиму ($КД_{20} = Д_{20}$ и $ДК_{20} = К_{20}$).

Специальный интерес представляют результаты дифференцированного учета продолжительности стадий подвижности и превращения у сытых личинок (табл. 2). Первые признаки метаморфоза, свидетельствующие о завершении стадии подвижности, у личинок из короткого дня появлялись на 1.5—2.0 дня раньше, чем у личинок из длинного дня. Продолжительность же самого метаморфоза (стадии превращения) в обоих случаях была одинакова. Это указывает на то, что фотопериодические условия содержания голодных личинок *H. longicornis* сказываются не на общей скорости личиночно-нимфального метаморфоза, а лишь на времени стимуляции морфогенетических процессов (после насыщения), которая у короткодневных личинок осуществляется раньше, чем у личинок из длинного дня. Здесь уместно отметить, что от условий содержания голодных личинок не зависит и продолжительность их паразитирования (во всех случаях насыщение происходило через 3—5, в среднем через 4—4.5 дня).

Все сказанное выше о зависимости личиночно-нимфального метаморфоза от длины дня касается лишь личинок, которые до кормления нахо-

Таблица 2

**Продолжительность стадий подвижности и превращения у сытых личинок *H. longicornis* (при 18°) в зависимости от фотопериодических условий их содержания до кормления**

| Режим содержания голодных личинок | Стадия сохранения подвижности (в днях) | Стадия превращения (в днях) | Весь метаморфоз (в днях) |
|---|---|---|---|
| $К_{20}$ | 3.5 | 12.4 | 15.9 |
| $ДК_{20}$ | 4.0 | 11.9 | 15.9 |
| $Д_{20}$ | 5.4 | 11.9 | 17.3 |
| $КД_{20}$ | 5.5 | 12.2 | 17.7 |

дились при 25°. Имеющиеся данные не позволяют делать надежных выводов о том, имеется ли сходный фотопериодический эффект у личинок из 18°. Продолжительность метаморфоза длиннодневных личинок, накормленных в возрасте 3.5 месяцев, составляла $18.7 \pm 0.9$ дней (сходные сроки характерны и для короткодневных личинок, но количество последних из-за их низкой агрессивности было недостаточно для сопоставления с длиннодневными личинками). Смена фотопериода при 18°, вызывавшая четкие и адекватные изменения агрессивности личинок, не оказывала соответствующего воздействия на сроки их последующего развития. Личинки, накормленные на 20-й день после смены фотопериода, по продолжительности развития не отличались между собой (во всех случаях $t_\alpha < 2.5$): после переноса из короткого дня в длинный — $19.3 \pm 1.6$, после переноса из длинного дня в короткий — $18.6 \pm 1.3$, а у контрольных личинок из стабильного длинного дня — $18.1 \pm 1.4$ дня.

Продолжительность метаморфоза нимф также не обнаруживает зависимости от фотопериодических условий их содержания (как до, так и после кормления). При 18° и 20-часовом фотопериоде нимфы, накормленные в возрасте 2—3 месяцев, линяли на самок через 25—26 дней независимо от температурных и световых условий перед кормлением (единственное исключение представляли нимфы, которые до питания содержались при 25° в условиях круглосуточного освещения и короткого, 6-часового дня: их развитие проходило за 22—23 дня). Никакого влияния на сроки метаморфоза нимф не оказывали и фотопериодические условия их содержания после насыщения.

## ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У *H. longicornis*, как показали материалы проведенного исследования, длиной дня регулируются явления, относящиеся к двум различным категориям. К первой категории относятся поведенческие реакции голодных личинок и нимф, а ко второй — процессы регуляции метаморфоза у сытых личинок.

Из двух указанных явлений экологически значимой является, без сомнения, фотопериодическая обусловленность поведения (агрессивности) голодных личинок и нимф. Адаптации этого типа широко распространены у иксодовых клещей и играют важную роль в синхронизации их сезонных циклов с годовыми ритмами внешних условий. Как и у других иксодид с многолетними циклами развития, которые обитают в зоне умеренного климата и обладают зимним периодом покоя голодных особей, регуляция агрессивности у *H. longicornis* из Южного Приморья осуществляется на основе длиннодневной ФПР, обеспечивающей возникновение и поддержание пассивного состояния личинок и нимф этого клеща в осенний период под влиянием короткого светового дня. Такой тип регуляции агрессивности известен как у палеарктических — *Ixodes ricinus* L. и *Haemaphysalis concinna* Koch (Белозеров, 1968, 1969), так и неарктических видов иксодид — *Dermacentor variabilis* Say (Smith a. Cole, 1941) и *Amblyomma americanum* L. (Gladney a. Wright, 1971). Экологически понятно, что у моновольтинных видов с летним периодом покоя, например *D. marginatus* Sulz. (Белозеров, 1968), *D. albopictus* Pack. (Wright, 1969) и *Rhipicephalus sanguineus* Latr. (Sannasi a. Subramonian, 1972), агрессивность регулируется с помощью короткодневной ФПР.

Можно думать, что фотопериодическая регуляция агрессивности на личиночной, нимфальной и, по-видимому, имагинальной стадиях является основным, если не единственным элементом в системе сезонно-циклических адаптаций у *H. longicornis*. Фотопериодически обусловленные изменения сроков личиночного развития, обнаруженные нами у дальневосточной популяции этого клеща, вряд ли относятся к сезонно-циклическим адаптациям, хотя по ряду признаков они напоминают экологически значимые задержки метаморфоза (типа морфогенетической диапаузы), известные у других иксодид. При адаптивных сезонных задержках развития у наземных членистоногих стадия восприятия фотопериодической информации обособлена обычно от стадии проявления фотопериодического эффекта (Данилевский, 1961). Разделение этих стадий наблюдается и в случае неадаптивных задержек у *H. longicornis*. Время стимуляции линочных процессов у сытых личинок этого клеща зависит от фотопериодической информации, получаемой ими до питания и сохраняющейся на стадии паразитирования. Однако эта информация не сказывается на процессах, которые предшествуют акту стимуляции метаморфоза (рост и питание во время паразитирования) или следуют после него (сам метаморфоз). Это свидетельствует о том, что в случае неадаптивных задержек развития, как и при регуляции диапаузы, участвует специальное звено сохранения фотопериодической информации (так называемая «фотопериодическая память», по Тыщенко, 1973).

Изменения сроков развития у *H. longicornis* представляют, без сомнения, отражение особенностей тех регуляторных фотопериодических механизмов, которые используются и для адаптивных модификаций развития и поведения. В пользу такой трактовки говорят одинаковые скорости поведенческих и физиологических реакций личинок *H. longicornis* на равнозначную смену фотопериода (на длинный день личинки в обоих случаях реагируют значительно быстрее, чем на короткий день), хотя поведение регулируется по нормам длиннодневной ФПР, а развитие — по нормам короткодневной ФПР.

Не исключено, что такие неадаптивные фотопериодические модификации разития в процессе естественного отбора могут трансформироваться в сезонно-циклические приспособления. У видов с обычным половым способом размножения такой механизм совершенствования сезонных адаптаций (благодаря повышению адаптационной ценности фотопериодически зависимых явлений) вполне вероятен. Труднее представить его для видов с партеногенетическим способом размножения, к которым относится и клещ *H. longicornis*. Однако диапазон географической изменчивости сезонных циклов, известный у этого клеща, говорит о возможности эффективных перестроек в системе экологических адаптаций и у таких видов. Можно было бы предполагать, что в этих процессах принимают участие смены способов размножения; однако при лабораторном культивировании *H. longicornis* изученной линии потомство состояло из одних самок, а размножение всегда происходило партеногенетическим способом независимо от фотопериодических и температурных условий содержания клещей на предимагинальных стадиях развития.

В заключение можно высказать надежду, что изучение фотопериодических адаптаций у *H. longicornis* из разных частей его современного ареала (из Японии, Австралии и Новой Зеландии) с применением экспериментально-экологических и генетических методов позволит выяснить механизмы экологической адаптации этого интересного представителя иксодовых клещей.

## Литература

Беликова Н. П. 1969. Сравнительные данные об активности питания и сроках метаморфоза клещей рода Haemaphysalis. Тр. Владивостокского инст. эпидемиол. и микробиол., 4 : 248—254.

Белозеров В. Н. 1968. Фотопериодическая регуляция сезонного развития иксодовых клещей. В сб.: Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Изд. ЛГУ : 100—128.

Белозеров В. Н. 1969. Реакция личинок и нимф Haemaphysalis concinna Koch на длину дня. Паразитол., 3 (1): 17—21.

Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд. ЛГУ : 1—243.

Лузев В. В. 1973. Зависимость продолжительности метаморфоза у личинок клеща Haemaphysalis longicornis от длины дня. В сб.: Механизмы биологических процессов (материалы III конференции молодых специалистов). Изд. ЛГУ: 119.

Семенова Л. Л. 1966. Иксодовые клещи в оленесовхозе «Сидими» Хасанского района Приморского края. Докл. Иркутского противочумн. инст., 7: 252—255.

Тыщенко В. П. 1973. О происхождении и эволюции фотопериодической реакции насекомых. Журн. общ. биол., 34 (4) : 539—558.

Fujisaki K., Kitaoka S. and Morii T. 1973. Effect of photoperiod on the ovipositional patterns of Haemaphysalis longicornis and Ixodes persulcatus. Nat. Inst. Animal Health Quart., 13 (1) : 8—13.
Gladney W. J. and Wright J. E. 1971. Effect of photoperiod on the rate of attachement of Amblyomma americanum. Ann. Ent. Soc. Amer., 64 (1) : 303—305.
Hoogstraal H., Roberts F. H., Kohls G. M. and Tipton V. J. 1968. Review of Haemaphysalis longicornis Neumann (resurrected) of Australia, New Zealand, New Caledonia, Fiji, Japan, Korea, and Northeastern China and USSR, and its parthenogenetic and bisexual populations. Journ. Parasitol., 54 (6): 1197—1213.
Myers J. G. 1923. The cattle—tick (Haemaphysalis bispinosa). Investigation of its life-history. New Zealand Journ. Agric., 27 (2) : 67—73.
Oliver J. H. 1971. Parthenogenesis in mites and ticks. Amer. zoologist, 11 (2): 283—299.
Saito Y. 1962. Studies on Ixodid ticks. VI. Additional report of tick rearing, with a presentation of a new tick container. Acta med. biol. Niigata, 10 (2) : 127—146.
Sannasi A. and Subramonian T. 1972. Hormonal rupture of larval diapause in the tick Rhipicephalus sanguineus. Experientia, 28 (6) : 666—667.
Smith C. N. and Cole M. 1941. Effect of length of day on the activity and hibernation of the American dog tick Dermacentor variabilis. Ann. Ent. Soc. Amer., 34 (2) : 426—431.
Sutherst R. W. and Moorhouse D. E. 1972. The seasonal incidence of ixodid ticks on cattle in an elevated area of Southeastern Queensland. Austral Journ. agric. Res., 23 (2) : 195—204.
Teng K.—F. 1955. Studies on the life-history of Haemaphysalis bispinosa. Acta entomol. sinica, 5 : 165—180.
Wright J. E. 1969. Photoperiodic induction of diapause in larvae of the winter tick Dermacentor albopictus. Ann. Ent. Soc. Amer., 62 (2) : 285—287.

# RELATIONSHIP BETWEEN THE BEHAVIOUR AND DEVELOPMENT OF LARVAE AND NYMPHS OF HAEMAPHYSALIS LONGICORNIS NEUMANN AND PHOTOPERIODIC CONDITIONS

V. N. Belozerov and V. V. Luzev

## SUMMARY

Reactions to the day length in hungry and engorged larvae and nymphs of *Haemaphysalis* (*Kaiseriana*) *longicornis* (parthenogenetic race from South Maritime Territory) were studied experimentally. The aggressive behaviour of both phases is regulated on the basis of a long-day reaction (in larvae at 18°, in nymphs at 18° and 25°). A long-day activation of larvae at 18° takes place in 5 to 10 days. Photoperiodic conditions of the maintenance of hungry larvae at 25° affect their metamorphosis period. Short-day larvae transformed into nymphs 2 to 3 days quicker than long-day ones. The state abequate to a new regime comes in 5 days after the transfer of larvae from a short day into a long one and in 20 days after their transfer from a long day into a short one. Engorged larvae do not respond to the changes in the photoperiod. Metamorphosis duration of nymphs does not depend on a day length.